

Spongillidenstudien V.

Zur Biologie von Ephydatia fluviatilis und die Bedeutung der Amöbocyten für die Spongilliden.

Von

Dr. W. Weltner

in Pankow bei Berlin.

Hierzu zwei Figuren im Text.

Die neueren Forschungen über die Histologie der Spongien haben folgende Bestandteile des Parenchyms unterscheiden gelehrt:

Epithelzellen (*Pinacocyten*) der äußeren Oberfläche, der Subdermalräume und der Kanäle. Ihre Gestalt ist meist plattenförmig, selten dick und grobkörnig und selten zylinderförmig. Sie sind kontraktile und in ihnen entstehen die Poren (*Porocyten* Sollas 1887). Sie können auch zu Drüsenzellen und zu Skleroblasten werden.

Geißelkragenzellen (*Choanocyten*).

Grundsubstanz (*Intercellularsubstanz*, *Maltha*, *Matrix*, *Mesogloca*), welche körnig (*Sarcenchym*) oder hyalin (*Collenchym*) ist. In ihr liegen außer dem Skelet:

Bindegewebszellen (*Malthocyten* oder *Collencyten*).

Kontraktile Faserzellen (*Myocyten*).

Langgestreckte, kernlose, mit einer Axe versehene Zellen oder spindelförmige, granuliert, kernhaltige Zellen (*Desmacyten*); besonders in der Rinde vieler Spongien.

Pigmentzellen (*Chromatocyten*). Bei manchen Spongien findet sich auch in den Choanocyten Pigment.

Blasenzellen (*Cystencyten*).

Drüsenzellen.

Nahrung aufspeichernde Zellen, Fettzellen (*Thesocyten*).

Spongoblasten und *Spongoklasten*.

Scleroblasten: Silico-, Calco- und Actinoblasten. Nach Minchin (1900, p. 29) stammen die Calcoblasten der Asconen von den Epithelzellen der Oberfläche, und nach Woodland (1905) können Zellen des gastraln Epithels bei Sycon zu Scleroblasten werden.

Verdauende Zellen (*Phagocyten*).

Nährzellen der Eier, der Spermamutterzellen, der Gemmula-keimzellen (*Trophocyten*).

Archaeocyten (Sollas 1887), welche Minchin (1900 p. 57) folgend charakterisiert: „Ihrer Natur nach unspecialisierte Zellen, die sich im Bau kaum von den Blastomeren des Eies unterscheiden. In der Form von Geschlechtszellen können sie den ganzen Schwamm erzeugen, in den Gemmulä ein Gewebstück.“ Minchin teilt die *Archaeocyten* ein in *Amoebocyten* und *Tokocyten*, zu ersteren rechnet er (p. 62) die Phagocyten, *Trophocyten* und *Thesocyten*. Die *Tokocyten* zerfallen in die *Gonocyten* (Eier und Spermamutterzellen) und in die *Statocyten* (Gemmula-keimzellen). Beide, *Amoebocyten* und *Tokocyten* sind nur physiologische Zustände ein und derselben Zellform.

Es bleibt nun noch ein Zellbegriff übrig, der aber mehrere Zellsorten in sich faßt und den man deshalb fallen lassen sollte, wenn diese Zellen nicht doch ein charakteristisches Aussehen hätten, es sind die *cellules sphéruleuses* von Topsent, Körnerzellen, welche nach ihm allen Spongien zukommen. Sie haben einen Inhalt von ziemlich großen, oft sehr großen, stark lichtbrechenden Körnchen und die Function von Drüsen-, Nähr- und Bindegewebszellen (Topsent 1893). Nach Minchin (1900 p. 59) und Delage (1899 p. 69) sind diese Zellen bei den *Asconen Porocyten*, bei anderen Spongien sind es nach Minchin *Thesocyten*, oder nach Delage (1899 p. 92) *Collencyten*, bei *Reniera* nach Minchin z. T. *Thesocyten*, z. T. *Porocyten*¹⁾. Cotte (1903 u. 1904) faßt sie als Sekretzellen auf und sah sie aus *Amöbocyten* entstehen. Nach Untersuchung einiger Spongien, die ich Hrn. Topsent verdanke, sind die *cellules sphérul.* identisch mit den gleichkörnigen amöboiden Zellen, die ich von den Spongilliden beschrieben habe und die Fiedler (1888) mit Unrecht Freßzellen genannt hat. Der Angabe von Topsent, daß die Größe und Beschaffenheit der *cellules sphérul.* für die einzelnen Spongienspecies charakteristisch ist, kann Lundbeck (1902) nicht zustimmen.

Endlich sind noch die von Stewart (1886) und Lendenfeld (1885 etc.) als Nerven-elemente beschriebenen Gebilde zu erwähnen: *Palpocils* Stewart, *Synocils* Lendenfeld, *Aestucytes* Sollas, *Sinneszellen* Lendenfeld.

Von den genannten Zellen stammen die *Choanocyten*, wie die ontogenetischen Studien von Delage, Maas und anderen und nach mündlicher Mitteilung auch die Beobachtungen von Dr. Hammer an *Sycandra raph.* gezeigt haben, von den Flimmerzellen (*Ectoderm*) der Larve ab, während alle übrigen Cyten Abkömmlinge derjenigen Zellen sind, die das sogenannte *Entoderm* der Larve bilden und die Maas (1894 p. 35) als somatische und als Geschlechtszellen zu-

¹⁾ Minchin citiert hier bei *Reniera Loisel* 1898, der aber hier den *cellules sphérul.* die Bildung der eigentümlichen langen Fasern zuschreibt u. sie folgerichtig als Spongoblasten anspricht.

sammengefasst hat. Delage nennt sie kurz Körnerzellen, womit ihr Gegensatz zu den Geißelzellen ausgedrückt ist.

Ueber die Entstehung der Mesogloea bei einem aus der Larve hervorgegangenen Schwamme liegt nur eine Angabe von Vosmaer (1889) vor, der mitteilt, daß die Grundsubstanz bei einer jungen Myxilla von Drüsenzellen gebildet werde. Bei erwachsenen Acalcarea ist sie nach Delage (1899 p. 90) ein Produkt der Collencyten. Bei einer aus der Gemmula entstehenden Spongillide wird sie nach meinen Beobachtungen von den Statocyten abgeschieden.

Wie aus dem Vorstehenden ersichtlich, sind einige der bei den Spongien vorkommenden Zellelemente für eine besondere Function modifizierte Amöbocyten. Dahin gehören die Eier, das Follikel­epithel, die Spermatocyten, die Spongoblasten und Scleroblasten (welche aber nach Minchin u. Woodland auch von den Pinacocyten her­stammen können), nach Minchin auch die Phagocyten, Trophocyten und Thesocyten; nach Dendy (1892) gehen auch die Collencyten aus den Amöbocyten hervor und auch Delage (1899 p. 53) betont, daß die Collencyten und Amöbocyten keine wesentlichen Unterschiede zeigen und in einander übergehen können und bemerkt, daß auch den Collencyten eine amöboide Bewegung zukomme. Nach Cotte (1903) entstehen die Cellules sphéruleuses, die als Drüsenzellen aufzufassen sind, aus amöboiden Wanderzellen. Sogar die Geißelkammern können bei Sycandra raphanus, wenn Lendenfeld (1891 p. 253) Recht hat, aus „birnförmigen Zellen“ der Grundsubstanz hervorgehen. Es sind also die Amöbocyten wesentliche Bestandteile des Spongienparenchyms.

Verschiedene Beobachtungen, die ich an lebenden Spongien gemacht hatte, ließen es mir lohnend erscheinen, an einer einzigen Spongienart mit möglichst großen amöboiden Zellen die Bedeutung dieser Elemente für das Leben des Schwammes, d. h. von einer Fortpflanzungsperiode bis zur anderen, zu verfolgen.

Nach meinen Erfahrungen eignen sich hierzu die Süßwasser­schwämme. Sie haben relativ große amöboide Zellen, sind unter den Spongien die am eingehendsten untersuchten und gehören zu den verbreitetsten Thieren. Unter ihnen giebt es in Deutschland eine Art, Ephydatia fluviatilis, die entweder am Ende des Herbstes unter Gemmulabildung abstirbt, oder wie in der Warnow bei Rostock (Goette 1886) und in der Spree in Berlin (Weltner 1886) und wohl noch in vielen anderen Gewässern zwar perenniert, aber dazu noch im Parenchym Gemmulä erzeugen kann, so daß man hier in allen Monaten neben gemmulalosen Exemplaren solche mit Gemmulae im Parenchym, im Sommer sogar neben Eiern und neben Spermaballen findet. Im Tegeler See habe ich bei der dort perennierenden Ephydatia fluv., der ich früher eine Gemmulation abgesprochen habe, Gemmulae sogar häufiger im Sommer als in den übrigen Monaten gefunden.

Diese Ephydatia fluviatilis habe ich zu meinen Untersuchungen benutzt und will zunächst einen Ueberblick der bei ihr vorkommenden Zellelemente geben und deren Beziehungen zu den Amöbocyten erwähnen. An der Hand des Lebenslaufes des Tegeler Schwammes, wie er sich nach meinen Erfahrungen bis vor wenigen Jahren im See abspielte (die Verhältnisse haben sich leider dort inzwischen geändert), soll dann die Bedeutung der amöboiden Wanderzellen für den Schwamm erläutert werden.

Ich habe bereits früher (1896 und 1900) die bei Ephydatia vorkommenden Zellen namhaft gemacht und auch die besonderen Verhältnisse des Baues des Parenchyms¹⁾ geschildert. Die in jenen Arbeiten unterschiedenen Zellsorten ordne ich folgendermaßen:

Pinacocyten, welche die äußere und innere Fläche der Oberhaut bedecken und die Kanäle und die Höhlen auskleiden, in denen die Eier, Furchungsstadien und Larven, eventuell auch die fertigen Spermahaufen liegen. Die Pinacocyten sind formveränderlich und auch bei den Spongilliden entstehen die Poren in denselben.

Choanocyten, welche von Vosmaer u. Pikelharing (1893) bei Spongilla untersucht worden sind.

Zellen mit einem Inhalte von ungleich großen, groben und feinen Körnern, mit einem bläschenförmigen Kerne und einem großen Nucleolus. Sie zeigen lebhaft amöboide Bewegung: *Amoebocyten*.

Zellen mit einem Inhalte von fast gleich großen Körnern, die den Zelleib fast ganz erfüllen, mit einem Nucleus, aber ohne einen Nucleolus, dagegen kommen in manchen Zellen mehrere Nucleoli vor. Es sind die von Fiedler Freßzellen, von Topsent bei anderen Spongien *cellules sphéruleuses* genannten Elemente. Minchin (1900, p. 59) deutet an, daß diese Zellen der Spongilliden Porocyten sein

¹⁾ Betreff dieses Parenchyms möchte ich hier nur folgendes bemerken. Die Trabekelsysteme der Hexactinelliden, die zuerst Ijima (1901) als syncytiale Bildung erkannte, stellen Plasmastränge mit eingestreuten Kernen ohne eine Epithelbekleidung dar und unterscheiden sich von dem von mir (1900) geschilderten Spongillidensyncytien dadurch, daß sie im allgemeinen weniger körnchenreich sind u. nicht wie bei den Spongilliden die Zusammensetzung aus Zellen gelegentlich erkennen lassen und daß sie bei den Hexactin. das ganze zwischen der Dermis und der Geißelkammerlage sich ausbreitende Gewebe darstellen. Ich habe l. c. auch betont, daß das Spongillidenparenchym im lebenden Schwamme (und gerade diesen muß man untersuchen) an einer Stelle echtes Bindegewebe mit Zellen, an einer anderen Stelle aber ein Syncytium darstellt. Weder Ijima (1901 u. 1904) noch Schulze (1904) haben auf diese Verhältnisse bei den Süßwasserschwämmen hingewiesen. Auch die von Minchin (1905) erwähnten Netzwerke bei Kalkschwämmen sind den Trabekeln der Triaxonia vergleichbar. Dagegen scheinen mir die von Lendenfeld beschriebenen Fäden von Dendrilla rosea, die er (1888 p. 49) für homolog den Hexactinelliden-trabekeln hält, etwas anderes zu sein.

könnten. Nach Cotte (s. oben) würden sie als Drüsenzellen anzusprechen sein. Auch diese Zellen sind lebhaft amöboid.

Blasenzellen, *Cystencyten*, welche mit einer großen oder mehreren kleineren Flüssigkeitsvakuolen erfüllt sind. Diese Zellen sind bei *Ephydatia mülleri* und wie es scheint bei *Eph. multidentata* integrierende Bestandteile des Parenchyms, während sie bei anderen Süßwasserschwämmen nur gelegentlich und vereinzelt vorkommen.

Pigmentzellen, *Chromatocyten*, die sich bei den braun oder bräunlich gefärbten Exemplaren und bei allen, die durch Zoochlorellen grün erscheinen, finden. Sie unterscheiden sich nur durch ihr Pigment von den Amöbocyten.

Zellen mit einem Inhalte von ungleich großen Körnchen, die Körner sind feiner als bei den Amöbocyten. Ein Kern ist vorhanden, das Kernkörperchen fehlt, gelegentlich findet man mehrere kleine Nucleoli. Die Gestalt dieser Zellen ist sehr verschieden, sternförmig oder langgestreckt mit meist langen Ausläufern, mit denen sie oft untereinander verbunden sind; oder die Zellen sind einfach spindelförmig und bilden dann oft besondere Züge innerhalb des Parenchyms. Es sind die *Collencyten*.

Silicoblasten und *Spongoblasten*, die von Noll (1888) genauer beschrieben worden sind.

Tokocyten: Gonocyten und Statocyten.

Nährzellen der Eier, der Spermamutterzellen und der Gemmula-keimzellen: *Trophocyten*.

Durch die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von Goette (1886) bis zur letzten Arbeit von Görlich (1904) ist dargetan, daß die Gonocyten, Statocyten, Trophocyten und diejenigen Pinacocyten, welche die Höhlen, in denen die Eier, Furchungsstadien, Larven und auch Spermahaufen liegen, von den Amöbocyten stammen. Andererseits habe ich mich an jungen Schwämmen und zwar zum Teil an lebendem, zum Teil an konserviertem Material überzeugt, daß die Pinacocyten der Dermis und der Kanäle, die Cystencyten, die Chromatocyten, Collencyten und Silicoblasten umgewandelte Amöbocyten sind. Ob auch die Choanocyten bei einem wachsenden Schwamme von den Amöbocyten gebildet werden, dafür habe ich zwar Andeutungen, aber keine Gewißheit, und ganz im Unklaren bin ich bis jetzt über die Herkunft derjenigen amöboiden Zellen, die einen Inhalt mit gleich großen Körnern (*cellules sphéruleuses*) zeigen und der Spongoblasten. Erstere würden nach Cotte (s. oben) aus den Amöbocyten entstehen und für die Spongoblasten ist wohl ihre Bildung aus denselben Zellen wie bei den marinen Spongien nicht zweifelhaft.

Ich lasse nunmehr eine kurze Darstellung des Lebenslaufs der perennierenden *Ephydatia fluviatilis* des Tegeler Sees folgen, wobei ich auf die Rolle der Amöbocyten Bezug nehme.

Der Schwamm ist getrennten Geschlechts und wird mehrere Jahre alt. Unter den vielen hunderten von Exemplaren, die ich

im Laufe der Jahre untersucht habe und die aus allen Monaten stammen, habe ich nie ein zwittriges Exemplar angetroffen. Auch an den Exemplaren, die ich im See durch Zinnummern gekennzeichnet hatte und in allen Monaten auf ihr Geschlecht geprüft hatte, konnte ich immer nur die Eingeschlechtlichkeit des betreffenden Tieres konstatieren. Fälle von Proterandrie sind mir nicht vorgekommen. Die Eier finden sich vereinzelt zu allen Jahreszeiten und selbst im Januar habe ich an Exemplaren unter dem Eise Furchungsstadien und Larven gefunden, aber erst in der zweiten Hälfte des April treten die Eier in größeren Mengen auf. Die ersten Larven werden Mitte Mai geboren. Während des ganzen Sommers bis in den Oktober hinein schwärmen die Larven aus; im Aquarium habe ich sie noch Ende Oktober aus dem Mutterkörper austreten sehen; nach Laurent und Grant kommen auch noch im November freie Larven vor. Die Entwicklung des Sperma findet im Mai statt, reife Spermafollikel habe ich vereinzelt erst Mitte Mai angetroffen, von dieser Zeit an kommen spermatragende Exemplare bis in den August vor. Im allgemeinen findet man in den Sommermonaten unter den größeren Exemplaren entweder männliche oder weibliche, die am lebenden Schwamme auf dem Schnitt schon makroskopisch leicht als solche zu unterscheiden sind; Neutra sind selten. Nach Ausbildung der Keimstoffe werden die ♂ zu Neutra oder sterben ab; die ♀ überleben ebenfalls oder gehen zu Grunde, sehr selten habe ich Ende des Herbstes Gemmulae gefunden. Im großen und ganzen geht aus meinen Untersuchungen hervor, daß die Anzahl der ♂ und ♀ gleich ist, obwohl ich öfter an ein und demselben Tage mehr weibliche als männliche Exemplare angetroffen habe.

Die Größe, welche die aus den Larven entstandenen Schwämme bis zum Eintritt des Winters erreichen, hängt natürlich von der Zeit des Ausschwärmens der Larven ab; man findet Anfangs November junge Schwämme von Stecknadelkopfgröße bis zu solchen, die flache, rundliche Krusten von 1—2 mm Höhe und etwas über 2 cm Durchmesser bilden. Bis zum Juli erreichten die jungen Ephydatien, die sich auf Glasplatten oder an schwimmenden Nupharblättern im See angesiedelt hatten, nur einen Durchmesser von 2½ mm. Ende August bildeten die größten von ihnen flache, bis 1½ mm hohe rundliche Krusten bis zu 5 mm Durchmesser, während andere, die am Grunde des Wassers auf Potamogetonblättern saßen, 1 mm Höhe und bis 10 mm Durchmesser hatten. Diese von Mai bis Oktober aus den Larven entstandenen Schwämme werden in demselben Jahre nicht mehr geschlechtsreif; es ist möglich, daß sie im nächsten Mai oder Juni Geschlechtsstoffe erzeugen.

Sammelt man Ende des Herbstes im See Ephydatien, so findet man neben den ebengenannten noch andere von der verschiedensten Größe, je nachdem die Exemplare aus dem vorigen oder den vorhergehenden Jahren stammen. Das größte von mir gesehene

Exemplar saß als klumpige Masse um einen dünnen Teichrohrstengel und hatte bei 20 cm Länge eine größte Dicke von 9 cm. Welches Alter die Schwämme erreichen, konnte ich nicht ermitteln, da mir meine Zuchtanlagen im See jedesmal zerstört wurden.

Alle diese kleinen und größeren Schwämme wachsen im Winter sehr wenig oder überhaupt nicht. Die meisten zeigen freilich in dieser Zeit ein Oskulum oder mehrere oder viele Auswurfströhen, die Ernährung ist aber eine geringe und infolgedessen auch das Wachstum. Vergleicht man Schnitte von Exemplaren aus dem Winter mit solchen vom Sommer, so fällt sofort auf, daß bei den meisten winterlichen die Geißelkammern an Zahl sehr zurückgetreten sind. Schon Lieberkühn (1856, p. 2) hat in seinen unübertroffenen Arbeiten über die Süßwasserschwämme mitgeteilt, daß er die Geißelzellen der Ephydatia der Spree im Winter nicht aufgefunden habe, auch Metschnikoff (1879) berichtet dasselbe von Spongillen des Dniepr, während ich (1888, p. 22) angeben konnte, daß die Geißelkammeru an den Exemplaren des Tegeler Sees zu dieser Zeit nur an Zahl geringer, freilich oft viel geringer, als im Sommer sind. Bei Delage (1899, p. 59) findet sich die Angabe, daß bei den Spongien — und es sind hier offenbar die marinen gemeint — ein guter Teil der Choanocyten im Winter eingehe und nur soviel übrig bleiben, um das Leben während dieser Zeit zu ermöglichen, und daß diese Zellen im Frühjahr regeneriert würden. Er erwähnt dazu Bidders Beobachtung, daß die mit Nahrung gesättigten Kragenzellen sich verkürzen, die Kragen miteinander verschmelzen und die Geißel degeneriere.

Ferner lehrt ein Vergleich winterlicher und sommerlicher Ephydatien, daß bei vielen Exemplaren im Winter das Parenchym viel mehr Zellen und weniger Interzellularsubstanz enthält als bei den meisten Exemplaren der Sommermonate (Fig. 1 u. 2). Ich sage: der meisten, denn es kommt auch bei sommerlichen Ephydatien jener Zustand des Parenchyms vor, in dem dieses an vielen Stellen des Körpers aus dicht aneinander liegenden Zellen besteht, und in denen die Geißelkammern fehlen oder spärlich sind. Ich kenne diesen Zustand auch bei marinen Spongien und Hansen (1885), Vosmaer (1886, p. 431) und Keller (1889) erwähnen Abwesenheit der Geißelkammern bei Meeresschwämmen, was auch ich beobachtet habe.

Ob nun ein großer Teil der Kragenzellen bei den Ephydatien beim Eintritt des Winters zu Grunde geht, oder ob sich diese Zellen zu amöboiden Zellen umbilden und auf diese Weise die schon vorhandenen Amöbocyten vermehren, oder ob diese selbst sich durch Zellteilung vervielfältigen, das muß Gegenstand einer besonderen Untersuchung bleiben. Ich will aber daran erinnern, daß Haeckel (1872, Bd. I p. 37) von amöboiden Zuständen der Kragenzellen berichtet und daß Mastermann (1894) die Umwandlung der Choanocyten in amöboide Wanderzellen und ihr Eintreten in die Mesogloea bei *Sycandra* verfolgt hat.

Zwischen diesen amöboiden Zellen winterlicher Ephydatien findet man hier und da größere mit einem feinkörnigen Inhalt u. großem Nucleus u. Nucleolus, die ich oben als Eier gedeutet habe, obwohl ich zugeben will, daß es auch Spermamutterzellen sein können.

Sammelt man im Mai im See Ephydatien, so fällt auf, daß man viel mehr größere Exemplare als im April oder in den Wintermonaten findet. Der Grund dieser Erscheinung ist wieder in den Wachstumsverhältnissen des Schwammes zu suchen. Sobald das Wasser wärmer geworden und reichlichere Nahrung vorhanden ist, beginnen die Ephydatien wieder und zwar schnell zu wachsen; man kann die Zunahme an Volumen mit Leichtigkeit messen.

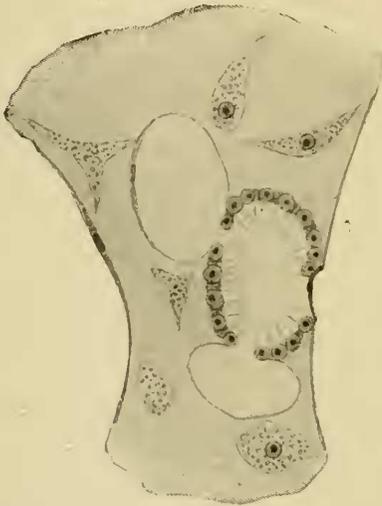


Fig. 1.

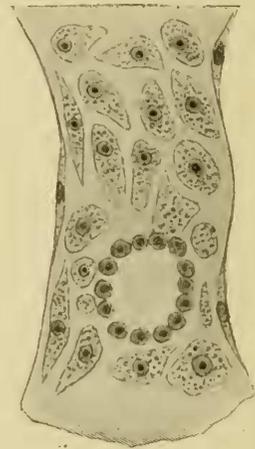


Fig. 2.

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Schnitt durch das Choanosom von *Ephydatia fluviatilis* aus dem Sommer. In der massigen Grundsubstanz liegen sechs Amöbocyten, davon drei mit Kernen, bei den übrigen sind die Kerne auf dem Schnitt nicht getroffen. Eine Geißelkammer zeigt die große Apopyle und zwei Prosopylen. Fixierung Osmiumsäure, Tinktion Haematoxylin. Vergr. 350.
- Fig. 2. Schnitt durch das Choanosom von *Ephydatia fluviatilis* vom Januar. Es ist ein solches Exemplar gewählt, in dem die Grundsubstanz im Verhältnis zu sommerlichen Schwämmen spärlich ist. In derselben liegen zwanzig Amöbocyten, davon die meisten in der Totalansicht erscheinend. Sehr deutlich ist auch das Plattenepithel der Kanäle. In der Mitte eine durchschnittene Geißelkammer. Es ist absichtlich ein Teil des Parenchyms abgebildet, in dem auch eine Kammer liegt. Fixierung Sublimat, Tinktion Haematoxylin. Vergr. 350.

Dünnschnitte eines solchen im April oder in den Sommermonaten gesammelten Schwammes zeigen, daß die Zellen nicht mehr so dicht wie bei vielen winterlichen Exemplaren liegen, es hat sich eine mächtigere Grundsubstanz entwickelt (Figur 1), und die vorher spärlich vorhandenen Geißelkammern haben an Zahl sehr zugenommen. Hand in Hand mit der Zunahme des Volumens des Schwammkörpers geht das Wachstum der äußeren Haut vor sich, die den Schwamm wie ein Sack umhüllt und von ihm durch die Subdermalräume getrennt ist.

Ein solcher im Mai erbeuteter Schwamm zeigt alle jene Zellelemente, die ich oben als Bestandteile des Ephydatienparenchyms namhaft gemacht habe. Beim Eintritt des Winters schwindet eine Anzahl derselben, andere sind an Zahl sehr zurückgetreten, die Mesogloea ist an Masse viel geringer geworden, die Geißelkammern haben sich bei vielen Exemplaren sehr vermindert, dagegen ist die Zahl der Amöboeyten bedeutend gewachsen (Fig. 2).

Es entsteht die Frage, wie werden jene Zellelemente im Frühjahr regeneriert und wie geht die Vermehrung vor sich? Schon Metschnikoff (1879) hat sich diese Frage, soweit es die Geißelkammern betrifft, vorgelegt und giebt an, daß die Schwämme „neue Wimperapparate aus den Parenchymzellen bekommen“. Soweit meine Untersuchungen reichen, glaube ich, daß alle jene Teile von den amöboiden Zellen mit ungleich großen Körnern, also den Amöboeyten, regeneriert werden. Die Amöboeyten eines winterlichen Schwammes verhalten sich in dieser Beziehung wie die Keimzellen einer Gemmula, die ja nichts weiter ist, als ein eingekapselter Haufen von mit Dotter erfüllten, durch eine geringe Interzellularsubstanz getrennten und im Ruhezustand verharrenden amöboiden Zellen. Aus diesem Gemmulakeim sieht man im Frühjahr Zelle für Zelle aus dem Porus herauskriechen und aus ihnen geht der ganze junge Schwamm mit allen seinen verschiedenen zelligen Elementen samt der Mesogloea hervor.

Schon dieser Prozeß der Entstehung des Schwammes aus der Gemmulä läßt schließen, daß auch bei einem überwinterten Schwamm die Neubildung respektive die Vermehrung der Mesogloea, der Collencyten, der Choanocyten, der Gonocyten, der Pinacocyten und des Skelets von den Amöboeyten vor sich geht.

Gelänge es, aus einer winterlichen Ephydatia ein Stückchen ohne Geißelkammern zu isolieren und das Plattenepithel der Kanäle zu beseitigen, so müßte sich aus einem solchen Bruchstück im Aquarium ein kleiner Schwamm mit Geißelkammern, Dermis und Oskulum züchten lassen.

Da aber dies Experiment nicht ausführbar ist, so habe ich einen anderen Weg eingeschlagen. Ich habe von einem großen Schwamm möglichst große Oskula abgeschnitten und diese zum Teil isoliert, zum Teil aufeinander liegend, im Aquarium gehalten, in der Hoffnung, daß sich diese Oskula zu jungen Schwämmen regenerieren würden, habe aber damit keinen Erfolg gehabt. Die

Oskula rundeten sich ab, so wie es jedes gewaltsam von einer Spongillide abgetrennte Stückchen tut, erzeugten aber keine Schwämme. Schnitte durch solche Massen zeigten, daß sie aus nichts als eng aneinander liegenden Zellen bestehen. Seitdem ich (1896 und 1901) in Erfahrung gebracht habe, daß selbst in der dünnen Oberhaut der Süßwasserschwämme und sogar in der Oskularwand Geißelkammern vorkommen können, habe ich meine Versuche, aus Oscularröhren Schwämme zu erziehen, aufgegeben, weil mau — und besonders die Anhänger der Keimblätterlehre bei Spongien — mir mit Recht einwerfen können, daß bei diesen regenerierten Schwämmen die Geißelkammern auch aus schon vorhandenen Kragenzellen der Oskula entstanden sein können.

Aus dem Ei der Spongien geht eine mit flimmerndem Ektoderm versehene Larve hervor. Die Statocyten der Spongilliden bilden kein flimmerndes Epitel, da die Gemmulae festsitzende oder doch nur passiv-bewegliche Körper sind und da aus ihnen direkt wieder eine junge Spongille entsteht. Dagegen erzeugen die von Wilson (1891 u 94) entdeckten Gemmulaeggs ein Flimmerepithel und verlassen als Larven den mütterlichen Körper. Auch diese Gemmulaeggs sind in ihrer ersten Anlage nichts als Haufen amöboider Zellen. Ijima (1901) vermutet, daß auch die von ihm aufgefundenen Larven der Hexactinelliden auf ungeschlechtlichem Wege aus Archaeocytenansammlungen entstanden und den Gemmulalarven Wilsons zu vergleichen sind¹⁾. Und wenn man den einzigen in seiner Genese untersuchten Fall von äußerer Knospung bei Spongien, nämlich bei *Tethya* nach Maas (1901) herbeizieht, dessen Darstellung allerdings von Topsent abweicht, so entstehen auch diese Knospen nur aus Archaeocyten u. alle anderen Gewebelemente der späteren Knospen sind Neubildungen von den Archaeocyten aus. Dann wären freilich die Knospen der *Tethya* echte Gemmulae (Sollas 1906 p. 230), u. es unterscheidet sich die Fortpflanzung durch Gemmulä u. die durch Larven nur dadurch, daß die Gemmulä Haufen von unbefruchteten Archaeocyten sind, während die Larve aus dem befruchteten Ei hervorgeht; Ei und Sperma sind aber auch nur aus Archaeocyten hervorgegangen, auf die also schließlich beide Fortpflanzungen hinauslaufen.

Das Flimmerepithel der Larve u. der Gemmulalarve nimmt seinen Ursprung von einer modifizierten amöboiden Zelle (Ei oder Gemmulakeimzelle) u. ist zunächst ein Bewegungsorgan. Bei einer auf geschlechtlichem Wege erzeugten Larve gehen aus ihm die die Nahrung aufnehmenden Organe (Geißelkammern) hervor, bei den Larven der Gemmulaeggs von *Esperella* u. *Tedania* nicht, da hier die Choanocyten nach Wilson durch Teilung besonderer Zellen der inneren Masse entstehen. Auch beim Süßwasserschwamm brauchen nicht alle Geißelkammern aus dem Flimmerepithel der

¹⁾ Maas und Delage (1899 p. 114) haben Wilsons Beobachtungen und Deutungen stark angezweifelt, nach meiner Meinung mit Unrecht.

Larve hervorzugehen, denn nach Evans sind auch die Archaeocyten derselben im Stande, Kragenzellen zu bilden u. Minchin (1900 p. 84) sagt: some (or all?) of the ciliated chambers may arise secondarily from indiffentiated blastomeres or archaeocytes (Spongilla). Auch ist es noch nicht bewiesen, ob die von Maas (1890) in der Spongillenlarve entdeckten Geißelkammern von dem Ectoderm u. nicht von dem sog. Entoderm herkommen. Andererseits hat Minchin (1896 p. 49) die Vermutung ausgesprochen, daß bei den Asconen auch aus den Flimmerzellen der Larve amöboide Zellen hervorgehen können.

Aus der Überzeugung, daß die Amöbocyten die wichtigsten Zellen im Parenchym der Süßwasserschwämme sind, entsprang der schon früher von mir (1893) unternommene u. beschriebene Versuch, aus Larven, die ihres Ectoderms beraubt waren, junge Schwämme zu züchten. Wenn es mir dabei auch nicht gelungen ist, sämtliche Flimmerzellen zu entfernen, so erhielt ich doch aus meinen defekten Larven junge Schwämme mit Geißelkammern u. Oscula, u. es müßte erst gezeigt werden, daß die Choanocyten dieser Schwämme allein von den Resten des Ectoderms und nicht auch von den Zellen des sog. Entoderms stammen.

Nach Morgan (1904) ist es in einigen Fällen sichergestellt, daß ontogenetisch ein Organ von einem bestimmten Keimblatt geliefert wird, während es bei der Regeneration von einem anderen erzeugt werden kann. Das ist auch bei Ephydatia der Fall, denn die Bildung der Geißelkammern geht bei einem aus dem Ei entstandenen Schwamme jedenfalls der Hauptsache nach von dem Geißelepithel der Larve vor sich, während die Neubildung der Choanocyten bei einer durch Regeneration eines Schwammstückes erzeugten Ephydatia nach meinen Untersuchungen von den Amöbocyten aus von statten geht. Bei einer aus der Gemmula sich entwickelnden Spongille entstehen nach Goette (1886) und Zykoff (1892) die Geißelkammern durch Teilung der Keimzellen, die ja nichts als modifizierte amöboide Zellen sind. Bei der geschlechtlichen Entwicklung müssen aber die Amöbocyten, welche die Geißelkammern im jungen Schwamme erzeugen, einen Umweg machen, indem sie zuvor das Flimmerepithel der Larve bilden, dem man den Namen Keimblatt geben kann, dessen wirklicher Wert aber in seiner Funktion als Bewegungsorgan liegt.

Wenn Lendenfeld (1891, p. 399) bei den Calcareia die Grundsubstanz als ein Produkt der Sternzellen (Collencyten) auffaßt und geneigt ist, sämtliche zelligen Elemente in der Mesogloea von den amöboiden Wanderzellen abzuleiten und wenn Delage in seinem Lehrbuch (1900, p. 90) bei den Acalcareia die Grundsubstanz, die Chromatocyten, die Thesocyten, die Drüsenzellen oder Sekretzellen (cellules sphéruleuses), die kontraktilen Faserzellen und die sogen. Nervenlemente von den Collencyten (die übrigens von den Amöbocyten herkommen) hervorgehen läßt, so gehe ich für Ephydatia fluviatilis noch einen Schritt weiter, wenn ich behaupte,

1. daß bei dem wachsenden Schwamme die Mesogloea und alle zelligen Elemente, das Skelet und die Gemmulae von den amöboiden Wanderzellen und zwar von den ungleichkörnigen gebildet werden,
2. daß von diesen Amöbocyten bei den überwinterten Schwämmen im Frühjahr die Neubildung des Parenchyms vor sich geht und
3. daß bei defekten Exemplaren (künstliche Erzeugung von Schwämmen durch Ausschneiden kleiner Stücke aus großen Exemplaren) die verlorenen Teile von den Amöbocyten aus regeneriert werden.

Ich sehe daher die Amöbocyten von allen Zellen für diejenigen an, denen die größte Bedeutung für das Leben der Spongilliden zukommt. Denn alle anderen sind durch sie ersetzbar, während der Schwamm ohne sie nicht zu leben vermag.

Betreffs der marinen Spongien bin ich der Ansicht, daß wenigstens auch bei denjenigen, welche gleichen Bau wie die Süßwasserschwämme zeigen, z. B. Renieriden, und auch bei den Hexactinelliden, die Amöbocyten die wichtigsten Zellen des Parenchyms sind.

Litteraturverzeichnis.

- Cotte, J. Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires. Bull. Scient. France et de Belgique 38 p. 420. 1903.
- Derselbe. Des phénomènes de la nutrition chez les Spongiaires. Compt. rend. Assoc. franç. Avancem. des Sciences. Compte rendu de la 32^{me} session. Angers 1903. Seconde partie. Notes et mémoires p. 776. Paris 1904.
- Delage, Yves. Sur le développement des éponges (*Spongilla fluviatilis*). Compt. rend. Sé. Acad. Sc. Paris 113. p. 267. 1891.
- Derselbe. Embryogénie des éponges etc. Arch. Zool. exp. (2) 10. p. 345. 1892.
- Delage, Yves et Ed. Hérouard. Traité de Zoologie concrète. Tome II. 1^{re} partie. Mésozoaires. Spongiaires. Paris 1899.
- Evans, R. The Structure and Metamorphosis of the Larva of *Spongilla lacustris*. Quart. Journ. Mic. Sc. N. S. 42. p. 363. 1899.
- Derselbe. A Description of *Ephydatia blebbingia*, with an Account of the Formation and Structure of the Gemmule. Das. 44. p. 71. 1900.
- Fiedler, K. Ueber Ei- und Spermaentwicklung bei *Spongilla fluviatilis*. Zeitschr. wiss. Zool. 47. p. 85. 1888.

- Goette, Al. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*. Hamburg und Leipzig 1886.
- Görich, W. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Coelenteraten nebst Bemerkungen über die Ontogenese der ersteren. Zeitschr. wiss. Zool. 76. p. 522. 1904.
- Hansen, G. A. Bericht über zoologische Untersuchungen etc. Museums Aarsberetn. for 1885. Bergen 1886.
- Haeckel, E. Die Kalkschwämme. 1872.
- Jjima, J. Studies on the Hexactinellida. Contribution I. (Euplectellidae). Journ. College of Science Imperial University, Tokyo 15. 1901.
- Derselbe. Studies on the Hexactinellida. Contribution IV. (Rossellidae). Das. 18. 1904.
- Keller, C. Die Spongienfauna des rothen Meeres. I. Zeitschr. wiss. Zool. 48. p. 311. 1889.
- Lendenfeld, R. v. F. E. Schulze's Challenger-Report über die Hexactinelliden. Biol. Centralbl. 8 p. 46. 1888.
- Derselbe. Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Zeitschr. wiss. Zool. 48. 1889.
- Derselbe. Die Spongien der Adria. I. Die Kalkschwämme. Daselbst, 53 p. 185 u. 361. 1891.
- Lieberkühn, N. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. Arch. Anat. Phys. (O. Müller). 1856 p. 1.
- Lundbeck, Will. Porifera-Part I. Homorrhaphidae. The Danish Ingolf-Exped. Copenhagen 1902.
- Maas, O. Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Zeitschr. wiss. Zool. 50 p. 527 1890 (Dissertation 1889).
- Derselbe. Über die erste Differenzierung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. Verh. Deutsche Zool. Ges. 1893 p. 27. 1894.
- Derselbe. Die Knospenentwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. wiss. Zool. 50 p. 263. 1901.
- Mastermann, A. T. On the nutritive and excretory processes of Porifera. Ann. Mag. N. H. (6) 14 p. 48. 1894.
- Metschnikoff, E. Spongiologische Studien. Zeitschr. wiss. Zool. 32 p. 349. 1879.
- Minchin, E. A. Note on the Larva and the Postlarval Development of *Leucosolenia variabilis* H. sp., with Remarks on the Development of other Asconidae. Proc. Roy. Soc. London 60. 1896.
- Derselbe. Porifera in A Treatise on Zoology edit. by E. Ray Lankester. London 1900.
- Derselbe. A Speculation on the Phylogeny of the Hexactinellid Sponges. Zool. Anz. 28 p. 439. 1905.
- Morgan, T. F. Germ-Layers and Regeneration. Arch. Entwicklungsmechanik, 18 p. 261. 1904.

- Noll, F. C. Beiträge zur Naturgeschichte der Kieselschwämme. Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. 15 p. 1888.
- Schulze, F. E. Hexactinellida. Wissensch. Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. IV. 1904.
- Sollas, W. J. Article Sponges in Encyclopaedia Britannica 9th ed. Vol. 22 p. 412. Edinburgh 1888 (Erschien separat schon 1887).
- Sollas, Igera B. J. Porifera (Sponges) in The Cambridge Natural History, edit. by S. F. Harmer and A. E. Shipley. Vol. I. London 1906.
- Topsent, E. Contribution à l'histologie des Spongiaires. Compt. rend. Sé. Acad. Sc. Paris 117 p. 444. 1893.
- Vosmaer, G. C. J. Spongien (Porifera) in Bronn Klassen und Ordnungen des Tierreichs. II. 1882—1887. Leipzig u. Heidelberg.
- Derselbe. Note on the metamorphosis of the Spongelarva. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereen. Leiden 2e s. Deel II. p. 287. 1889.
- Vosmaer, G. C. J. u. Pekelharing, C. A. On Sollas' Membrane in Sponges. Dasselbst (2) 4. p. 38. 1893.
- Weltner, W. Die Spongillen der Spree und des Tegelsee's bei Berlin. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1886, p. 152.
- Derselbe. Ueber das Fortleben von Spongillen nach der Ausbildung von Schwärmlarven. Dasselbst 1888 p. 18.
- Derselbe. Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Gemmulä der Spongilliden. Biol. Centralbl. 13. p. 119.
- Derselbe. Spongillidenstudien. II. Arch. Naturg. 59. p. 245. 1893.
- Derselbe. Der Bau des Süßwasserschwammes. Blätter für Aquarien- und Terrarien-Freunde, 7. 1896 p. 277.
- Derselbe. Süßwasser-Schwämme. In Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien u. dem Malayischen Archipel 5. Jenaische Denkschriften 8 p. 519. 1900.
- Derselbe. Spongillidenstudien IV. Arch. Naturg. 67. Beiheft (Festschrift für Prof. Ed. von Martens) p. 187. 1901.
- Woodland, W. Studies in Spicule Formation. I. Quart. Journ. Micr. Sc. 49. N. S. 5. p. 231. 1905.
- Zykoff, W. Entwicklungsgeschichte von Ephydatia mülleri Lieberk. aus den Gemmulä. Biol. Centralbl. 12. p. 713. 1892.